УДК 599.745:591.17

Ю. Е. Мордвинов

ЗАВИСИМОСТЬ СКОРОСТЕЙ ПЛАВАНИЯ НЕКОТОРЫХ ПОЛУВОДНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ОТ ПАРАМЕТРОВ ЛОКОМОТОРНОГО ЦИКЛА ДВИЖИТЕЛЕЙ И ИХ ПЛОЩАДЕЙ

Изучение полуводной фауны животных представляет значительный интерес не только с точки зрения их большого практического значения, но и в теоретическом плане, в частности — функциональной морфологии, систематики, филогении, биогидродинамики и в других направлениях.

Переход вторичноводных млекопитающих из одной среды обитания в другую приводит к существенным изменениям в строении их тела, экологии и жизненных отправлений. Однако степень приспособленности к водному образу жизни у представителей различных групп не одинакова, различны и пути освоения ими водной среды, не одинаковы соответственно и морфологические адаптации в органах локомоции, способах и скоростях передвижения, что оказывает самое непосредственное влияние на гидродинамические особенности всего тела и, в связи с этим, на энергетику плавания. Решающим фактором в совершенствовании локомоторных органов и достижении больших скоростей движения является особенность питания животных и защита от врагов. Если сравнительно высокие скорости плавания необходимы для таких представителей, как некоторые китообразные ластоногие и др., основным кормовым объектом которых является рыба, то звери, питающиеся растительным кормом (бобр, ондатра, нутрия, водяная полевка и др.), высокими скоростями движения не обладают.

В настоящей работе на основании собранных автором многочисленных киноматериалов по водной локомоции некоторых полуводных млекопитающих, в частности бобра (*Castor fiber* L.), ондатры (*Ondatra zibethica* L.), нутрии (*Myocastor coypus* Moll.) и норки (*Mustela lutreola* L.), рассматриваются принципы движения их в воде. С помощью экспериментов найдены зависимости скоростей плавания от частоты и амплитуды работы их движителей, а также приводятся индексы гребной площади задних лап — основных органов пропульсии в воде.

Литературные сведения о способах и скоростях плавания названных млекопитающих весьма отрывочны (Федюшин, 1935; Хлебович, 1938; Верещагин, 1939; Новиков, 1939; Лавров, 1947; Абрамов, 1961; Барабаш-Никифоров и др., 1961; Громов и др., 1963; Страутман, 1963; Соколов, 1968; Берестенников и др., 1969; Bailey, 1927; Wilsson, 1966 и др.). Скорости определялись визуально, и автору не известны работы, в которых бы освещался вопрос инструментального измерения скоростей плавания этих зверей. В то время как получение точных скоростных характеристик, параметров работы движителей при этом и сравнение полученных данных у различных видов представляет большой интерес для познания их гидродинамических и функционально-морфологических особенностей в связи с различной приспособленностью к обитанию в водной среде и на суше.

Строение локомоторного аппарата рассматриваемых животных определяется его функцией как на твердом субстрате, так и в воде, поэтому

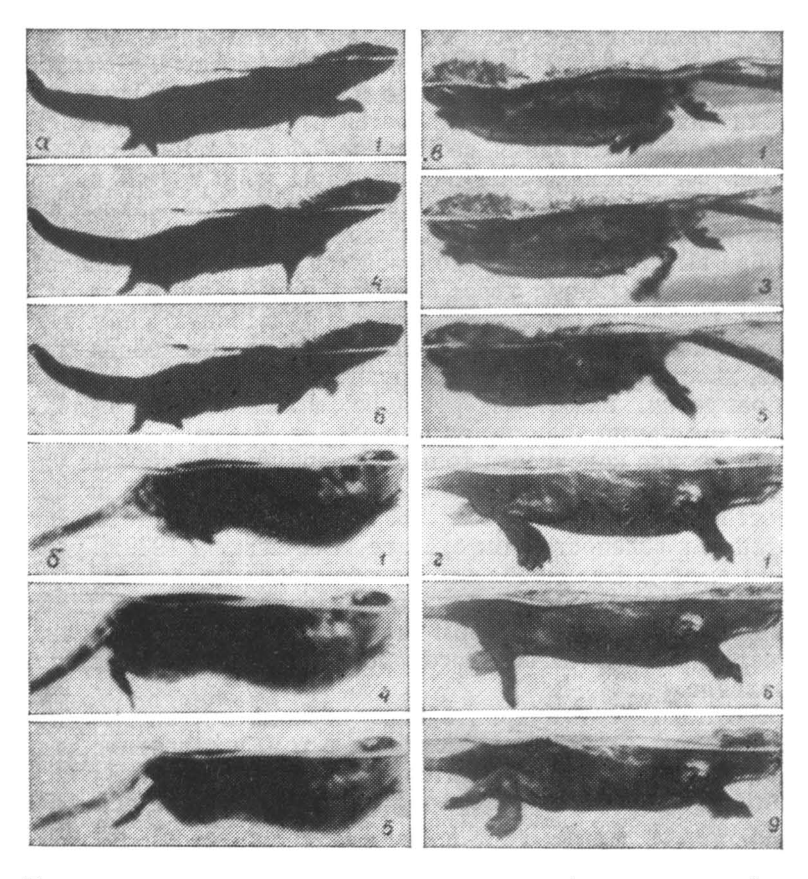
движитель у них весельного типа, обеспечивающий передвижение в обеих средах. Такой тип движителя имеет меньший КПД по сравнению с ундуляционным и гидрореактивным, какие в большинстве своем свойственны эунектонным организмам, поскольку при весельном способе плавания энергия работы мышц расходуется не только в момент активного гребка (рабочий ход), когда создается пропульсивная сила, но и в момент переноса конечности в исходное положение (холостой ход) для последующего совершения ею гребкового движения, а это приводит к созданию дополнительного сопротивления и отсюда — к снижению скорости плавания. Таким способом обладают животные, в меньшей степени приспособленные к передвижению в водной среде. Однако весельный тип движителя одних видов отличается от такового других. Более эффективный способ плавания свойственен бобру и ондатре. Движущая сила у них создается за счет задней пары конечностей и хвоста. При медленном прямолинейном поступательном движении как на поверхности воды, так и в ее толще, лапы производят толчки попеременно. Причем хвост бобра вытянут вдоль продольной оси тела и не совершает никаких колебательных движений; хвост ондатры колеблется в латеральном направлении, создавая дополнительную пропульсивную силу. При движении бобра с максимальными скоростями задние конечности гребут одновременно, хвост производит ундулирующие колебания в дорсо-вентральном направлении, выполняя функцию дополнительного движителя и руля. Ондатра при плавании как на поверхности воды, так и в ее толще, использует задние конечности только попеременно, и нам не удалось наблюдать одновременного гребка обеими лапами. Одной из адаптивных особенностей задних конечностей бобра и ондатры является способность их к ротации в голеностопном суставе (Верещагин, 1939; Гудкова-Аксенова, 1951 и др.). Благодаря этой особенности конечности при перемещении в исходное переднее положение разворачиваются и движутся сбоку от тела при повернутой ребром вперед плюсне, тем самым значительно уменьшается площадь их переноса и соответственно снижается встречное сопротивление.

Способ локомоции нутрии в воде несколько отличен от такового бобра и ондатры. Отличие заключается в том, что перенос задней лапы в переднее положение производится почти в вертикальной плоскости под корпусом зверя, т. е. способность к ротации конечности весьма ограничена, что ведет к росту встречаемого сопротивления. Задние лапы всегда гребут только попеременно.

Худшими приспособительными особенностями к движению в воде обладает норка. Специализация в конечностях выражена слабо, на задних имеются незначительные плавательные перепонки. Лапы окаймлены жесткой бахромой из волос, увеличивающих гребную поверхность. Движение конечностей при плавании фактически напоминает движение их по суше; используются все четыре лапки в рысеобразной последовательности, т. е. происходит попеременное отталкивание парами диагональных конечностей, причем одна лапа отстает от другой ровно на полфазы. Корпус и хвост зверька в создании пропульсивной силы участия не принимают. Передние конечности бобра, ондатры и нутрии при плавании прижимаются к подбородку в состоянии пронации и в качестве движителя не используются. Они выполняют функцию рулей и стабилизаторов. Следует отметить, что одновременный гребок обеими задними лапами более экономичен, чем поочередная их работа, так как при этом не происходит дополнительных энергетических затрат на компенсацию вращающего момента корпуса, возникающего при попеременной их работе. На рисунке приведены кинограммы медленного прямолинейного посту-

пательного движения на поверхности воды рассматриваемых млекопитающих.

Нами с помощью специализированной стендовой киносъемки определены скорости плавания, частота и амплитуда (горизонтальный размах) работы движителя при этих скоростях у взрослых особей бобра; нутрии, ондатры и норки. Горизонтальный размах конечности измерялся как расстояние от крайнего переднего положения кончика лапы до крайнего заднего его положения относительно кончика морды животного. Эксперименты проводились в гидролотке, имеющем прямоугольную форму сечением 0,4×0,4 м и длиной 4,0 м. Одна из боковых стенок лотка выполнена из оргстекла, что позволяет вести боковую киносъемку плывущего животного и наблюдать за работой его локомоторных органов. Киносъемка осуществлялась кинокамерой КСР-1М (35-мм), которая неподвижно крепилась над водной поверхностью лотка или сбоку его на расстоянии 1,4 м. Такое условие позволяло отснимать строго определенный участок лотка, на противоположной стороне которого были нанесены масштабные отметки. Скорость съемки в каждом эксперименте



Последовательные положения задних конечностей в момент гребка при прямолинейном поступательном движении на поверхности воды (цифрами обозначены порядковые номера кинокадров, киносъемка автора):

а (*1, 4, 6*) — норки; *б* (*1, 4, 5*) — нутрии; *в* (*1, 3, 5*) — ондатры; *г* (*1, 6, 9*) — бобра.

была строго отрегулирована и составляла 24 кадра в секунду. Такая скорость съемки вполне удовлетворяла условиям поставленной задачи, поскольку даже при частоте работы конечностей более 4 циклов в секунду они на пленке не были расплывчатыми (размытыми). Животное запускали в конце лотка и легким всплеском воды заставляли плыть вдоль него. Кинокамера включалась несколько раньше, чем животное начинало входить в кадр. Это давало возможность набирать камере заданную скорость. На полученных кинограммах подсчитывалось число кадров, за которые зверь проплывал расстояние, равное длине его тела. Зная время, можно легко найти скорость движения. На этих же кинограммах определяли число локомоторных циклов движителя в секунду (полный цикл работы задней конечности — привод ее в крайнее переднее положение и отвод, т. е. гребок в максимально удаленное заднее положение) и амплитуду горизонтального размаха этой конечности. Для сравнения величин размаха конечностей необходимо было устранить различия, вызванные разными размерами животных. Достигалось это пересчетом величины размаха в процентах относительно длины тела зверя. Абсолютная длина животного (L) — длина от конца носа до конца хвоста по горизонтали — тщательно измерялась после его усыпления. С целью получения более широкого диапазона доступных скоростей плавания опыты проводились в многочисленных повторениях. Анализируя

Вид	L, см	№ опыта	N	V, см/сек	N_1	λ % L	$\frac{S_1}{S}100\%$	$\sqrt{\frac{S_1}{L}}$
Castor fiber L.	92,0	1	56	40,0	1,5	26,5	23,8	0,085
		2	40	57,0	1,9	26,7		
		3	32	70,0	2,2	27,2		
		4	21	115,0	2,7	28,0		
Ondatra zibethica L.	42,0	1	28	35,0	1,6	25,8	20,0	0,069
		2	24	42,0	2,0	26,0		
		3	18	56,0	2,2	26,3		
		4	15	67,0	2,4	27,0		
		5	12	84,0	2,7	27,4		
Myocastor coypus Moll.	82,0	1	54	36,0	1,7	20,0	21,4	0,064
		2	49	41,0	1,9	21,0		
		3	36	54,0	2,3	22,3		
		4	32	62,0	2,4	22,9		
Mustela lutreola L.	65,0	1	60	26,0	2,6	18,2	17,7	0,043
		2	54	33,0	2,8	18,8		
		3	36	44,0	3,0	19,0		

Примечание: N — число кинокадров, за которое животное проплывает свою длину тела, N_1 — число локомоторных циклов одной задней конечности в секунду; λ — горизонтальный размах задней конечности; S — площадь наибольшего поперечного сечения тела; S_1 — площадь стопы в расправленном состоянии.

полученные данные экспериментов (таблица), можно видеть, что увеличение скорости плавания животных сопровождается учащением работы конечностей за счет сокращения продолжительности полного цикла (времени отталкивания и переноса). Причем продолжительность стадии

отталкивания сокращается интенсивнее, чем продолжительность стадии переноса. Это легко находится путем подсчета числа кинокадров, приходящихся на фазу гребка по сравнению с числом кадров переноса конечности в исходное переднее положение. Одновременно отмечается увеличение амплитуды, т. е. горизонтального размаха задних конечностей. Величина размаха, выраженная в процентах от общей длины тела, у разных представителей не одинакова. Она увеличивается в ряду норка — нутрия — ондатра — бобр; в этом же ряду растет максимально доступная скорость плавания. Приведенные в таблице скорости плавания не являются предельными для данных видов. Очевидно, это связано с относительно небольшой длиной опытового лотка. Бóльшие скорости были получены нами в биогидродинамическом канале, имеющем длину 21,0 м и поперечное сечение 0,85 м^2, при проведении экспериментов по определению величин гидродинамического сопротивления, встречаемого животными при плавании. Максимальная скорость плавания бобра составила 2,3 м/сек; ондатры — 1,4 м/сек. Частота работы движителя у подопытных млекопитающих при плавании с одинаковыми скоростями различная. Так, бобр, плывя со скоростью 57,0 см/сек, совершает 1,9 цикла работы задними конечностями, в то время как ондатра при примерно такой же скорости (56,0 см/сек) делает 2,2 цикла, нутрия 2,3 цикла (при 54,0 см/сек), а норка 3 цикла (при 44,0 см/сек), загребая всеми четырьмя лапками. Очевидно, норка плавая с теми же скоростями, что и другие подопытные животные, тратит больше энергии, чем они. Интересно, что при росте скорости плавания норки, использующей все четыре лапки, наблюдается увеличение пропульсивного значения задней пары конечностей. Это подтверждает вывод Ю. Г. Алеева (1969), что рост средних скоростей плавания животных сопровождается увеличением степени локализации локомоторной функции в заднем отделе тела. Виды, хорошо приспособившиеся к движению в воде, у которых относительная разница рабочих площадей передних и задних ног велика, используют в качестве движителя только пару задних конечностей и хвост, причем конечности производят гребок одновременно. Известно (Алеев, 1963 и др.), что относительное увеличение площади локомоторных органов говорит об их способности создавать сравнительно большую пропульсивную силу. В связи с этим интересно было бы найти показатели, характеризующие эффективность движителей рассматриваемых млекопитающих. Для характеристики движителей нами использованы следующие критерии: индекс гребной площади задних конечностей (процентное отношение рабочей поверхности лапы в расправленном виде к площади наибольшего поперечного сечения тела) и относительная величина площади рабочей поверхности движителя, которая может быть выражена как $\frac{\sqrt{S_1}}{L}$ (Алеев, 1963); где L — абсолютная длина животного; S_1 — площадь стопы в максимально расправленном состоянии. Площадь лап в расправленном положении у мертвых зверей находили с помощью непосредственного наложения их на миллиметровую бумагу и обводки контуров. Для определения площади наибольшего поперечного сечения тела (S) у мертвых животных в воде находили наибольшую высоту и ширину. Полусумма этих величин дает диаметр тела. Зная диаметр, легко вычислить площадь наибольшего поперечного сечения тела. Н. К. Верещагин (1939) и Н. С. Гудкова-Аксенова (1951) приводят индексы гребной площади задних лап некоторых грызунов. Обращает на себя внимание тот факт, что для одних и тех же видов авторы получили разные значения. Так, по Н. К. Верещагину, этот индекс у нутрии равен 14,1%, у ондатры — 27,0%, у водяной полевки — 23,0%; а по Н. С. Гудковой-

Аксеновой у ондатры он составляет 18,25%, у водяной полевки — 8,8%. Наши данные для ондатры приближаются к таковым, полученным Н. С. Гудковой-Аксеновой; для нутрии несколько превосходит значения, найденные Н. К. Верещагиным. Анализ приведенных в таблице результатов показывает, что бо́льшей гребной поверхностью лап в абсолютном и относительном выражениях обладает бобр, далее идет нутрия и ондатра; самые низкие показатели имеет норка.

На основании всего изложенного выше можно заключить, что бобр и ондатра, плавая с одинаковыми скоростями, затрачивают меньше энергии, чем нутрия и, особенно, норка. Об этом говорят приведенные параметры локомоторного цикла их движителей, индексы гребной поверхности лап и особый механизм переноса задней конечности в исходное переднее положение для последующего совершения ею гребка. Кроме того, как экспериментально показано (Мордвинов, 1974; Курбатов, Мордвинов, 1974), тело бобра и ондатры в гидродинамическом отношении более совершенно и, следовательно, при движении в воде испытывает меньшее сопротивление, чем тело нутрии и норки.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамов М. Д. Разведение норок. М., «Сельхозгиз», 1961, с. 1—175.

Алеев Ю. Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы. М., Изд-во АН СССР, 1963, с. 1—247.

Алеев Ю. Г. Топография локомоторной функции у нектеров. В кн.: Биология моря, вып. 16. К., «Наукова думка», 1969, с. 3—12.

Барабаш-Никифоров И. И., Дежкин В. В., Дьяков Ю. В. Бобры бассейна Дона. Экология и вопросы хозяйства (Монографический очерк).— Труды Хопер. заповед. Воронеж, 1961, вып. 5, с. 3—115.

Берестенников Д. Г., Гизенко А. И., Самош В. М. Ондатра. К., «Наукова думка», 1969, 89 с. 1—89.

Верещагин Н. К. К вопросу об экологических нишах и морфологических адаптациях.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1939, 48, вып. 1, с. 43—52.

Громов И. М. и др. Млекопитающие фауны СССР, ч. I. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1963, 640 с.

Гудкова-Аксенова Н. С. Среда обитания и ее влияние на организацию некоторых водных насекомоядных и грызунов.— Уч. зап. Горьк. ун-та, 1951, вып. 19, с. 10—22.

Курбатов Б. В. и Мордвинов Ю. Е. Гидродинамическое сопротивление полуводных млекопитающих.— Зоол. журн., 1974, 58, вып. 1, с. 104—110.

Лавров Н. П. Ондатра и ее промысел. М., «Заготиздат», 1947. 108 с.

Мордвинов Ю. Е. Характер пограничного слоя при плавании ондатры (*Ondatra zibethica* L.) и норки (*Mustela lutreola* L.) — Зоол. журн., 1974, 58, вып. 3, с. 430—435.

Новиков Г. А. Европейская норка. 1—48, Л., «Наука», 1939. 48 с.

Соколов И. И. Происхождение, положение в системе и основные направления эволюции в семействе Mustelidae.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1968, 73, вып. 6, с. 5—16.

Страутман Е. И. Ондатра в Казахстане. Алма-Ата, Изд-во АН КазССР, 1963. 231 с.

Федюшин А. В. Речной бобр, его история, жизнь и опыты по размножению. М., «Пищепромиздат», 1935. 356 с.

Хлебович В. К. Материалы по экологии речного бобра в условиях Воронежского заповедника.— Труды Воронеж. заповед., 1938, вып. 1, с. 43—135.

Bailey V. Beaver habits and axperiments in beaver culture.— United States Depart. of Agriculture, Washington, D.C. Technical Bulletin, N 21, Octob., 1927, p. 11—22.

Wilsson L. Biber Leben und Verhalten. F.A. Brockhaus, Wiesbaden, 1966. 204 S.

Институт биологии южных морей
АН УССР

Поступила в редакцию
14.III 1975 г.

Ju. E. Mordvinov

DEPENDENCE OF SWIMMING VELOCITIES IN SOME SEMIAQUATIC MAMMALS ON PARAMETERS OF LOCOMOTOR CYCLE OF MOTILE ORGANS AND THEIR AREAS

Summary

It was found out experimentally by means of shooting that swimming velocities of *Mustela lutreola* L., *Myocastor coypus* Moll., *Ondatra zibethica* L. and *Castor fiber* L. depend on frequency and amplitude of work of hind limbs, main organs of locomotion in water. It is determined that with the similar swimming velocities the frequency of the motile organ work increases in the series: *Castor fiber* L.— *Ondatra zibethica* L.— *Myocastor coypus* Moll.— *Mustela lutreola* L. while the amplitude in this series decreases. Indexes of the rowing surface of hind limbs are given. They are the best in *Castor fiber* L., then follow *Ondatra zibethica* L., *Myocastor coypus* Moll. and *Mustela lutreola* L.

Institute of Biology of Southern Seas,
Academy of Sciences, Ukrainian SSR